植物研究雑誌
J. Jpn. Bot.
79: 350–357 (2004)

ヤマボウシの開花周期

八田洋章

国立科学博物館筑波実験植物園 305-0005　茨城県つくば市天久保 4–1–1

Flowering Pattern in *Cornus kousa* (Cornaceae)

Hiroaki HATTA

Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Amakubo 4–1–1, Tsukuba, 305-0005 JAPAN
E-mail address: hatta@kahaku.go.jp

(Received on April 1, 2004)

Flowering pattern of *Cornus kousa* (Cornaceae) was surveyed in 20 trees by counting scars. Number of inflorescences, shoots and leaves per year in the past was estimated based on the pattern of the scars. Based on the number of inflorescences during the past 25 years periodicity and synchronization of flowering among trees was recognized. Three stages of flowering pattern were recognized toward establishing the periodicity of flowering. In the first stage trees bear inflorescences almost every year, in the second stage trees tend to have both a flowering year and non-flowering year, and in the third stage trees show distinct periodicity of flowering.

Key words: *Cornus kousa,* flowering pattern, flowering periodicity.

樹木の開花に周期性があることは針葉樹の球果やブナ科の堅果等の生産量との関連で漠然と認められている（Waller 1979, Nixon et al. 1980, Sork 1983）．しかしこれらの研究の多くは実証研究によらず，例えば「多い」とか「少ない」とかの目視による直感的な判断に基づく場合が多い．実際問題としてこれを定量的に解析するためには同一個体における長期間の連続観察が必要であり，現在までそのような詳しい調査はあまりなされていない．

しかし多くの樹木は年度毎の成長の経過を幹や枝にしるしており，樹種によってはそれらを丁寧に解析することにより過去にさかのぼって開花年度を推定することが可能である．例えばヤマボウシ（*Cornus kousa* Buerg. ex Hance）は伸長成長が規則的で，年度毎の解析を行うには好適である．ことに短枝による年次成長を重ねてきたヤマボウシの成熟枝ではかなり正確に開花年度を特定でき，それに伴う葉数やシュート数の変動を追跡できる（八田 1980, 1990）．本報では，ヤマボウシの成熟枝について上記の「枝に残された成長の印」をたどることによって25年間にわたる成長経過を解析し，開花周期の存在を定量的に明らかにすることを試みた．本論文では開花周期の解析のために直接的に関連する諸事象として 1）樹齢増加に伴う花序数，シュート数，枯死シュート数，葉数の変化；2）開花周期性と個体間での同調性；3）開花周期性と樹齢との関連，の 3 点に注目した．

材料および方法

材料は神奈川県足柄下郡箱根町坊が沢，旧箱根樹木園内に自生する推定80年生の 1 個体 A の樹冠頂部から採取した．1979年早春の調

査時に葉芽を236個，花芽14個を着生する直径1 cmの太さの枝である．本論文の観察には主にこの枝を使用し，その結果と比較しつつ他に同地域に自生する19個体（B–T）についても樹冠頂部から得た1枝ずつを調べた．

ヤマボウシの成熟枝における冬芽は普通葉の葉痕に接して頂生し，花芽は内外2対の鱗片葉に包まれる．翌春花芽からは花梗をはさんで二本のシュート（1対の内鱗片の腋芽の伸長した側枝）が成長する．これに対し，葉芽は1対の鱗片葉に包まれ，春には一本のシュート（頂芽；短枝）のみが伸長する． そこで実際の枝では花梗痕とそれを挟む2本のシュートの存在および普通葉＋外鱗片＋内鱗片の，計3個の葉痕を認めることによって開花した年度を知ることができる．一方着花せず，2葉のみをつける短枝（葉芽）の場合は近接するそれぞれ一対の普通葉＋鱗片葉の，計2個の葉痕が認められ，これらの存在によっておよそ20年間を遡って年度毎の伸長経過を知ることができる．

成熟枝の樹冠頂部における各シュートが例

Table 1. Results of shoot analysis on a mature branch (tree A) of *Cornus kousa*

Year	Number of inflorescence*	Number of dead shoots	Number of shoots: (i)	Estimated number of shoots assuming that dead shoots were alive till 1979: (ii)	Cumulative number of (ii) : (iii)	(i) + (iii)
1954(25)	1 + (1)	0	3	0	0	3
1955(24)	3	0	6	0	0	6
1956(23)	1 + (1)	0	8	0	0	8
1957(22)	6	4	10	$4 \times 2^6 = 256$	256	266
1958(21)	1	0	11	0	256	267
1959(20)	6	6	11	$6 \times 2^6 = 384$	640	651
1960(19)	3	1	13	$1 \times 2^6 = 64$	704	717
1961(18)	1	1	13	$1 \times 2^6 = 64$	768	781
1962(17)	6	1	18	$1 \times 2^6 = 64$	832	850
1963(16)	6	2	22	$2 \times 2^6 = 128$	960	982
1964(15)	5	1	26	$1 \times 2^6 = 64$	1,024	1,050
1965(14)	16 + (5)	6	41	$6 \times 2^5 = 192$	1,216	1,257
1966(13)	3	0	44	0	1,216	1,260
1967(12)	10	3	51	$3 \times 2^5 = 96$	1,312	1,363
1968(11)	36	16	71	$16 \times 2^4 = 256$	1,568	1,639
1969(10)	4	2	73	$2 \times 2^4 = 32$	1,600	1,673
1970(9)	13	8	78	$8 \times 2^4 = 128$	1,728	1,806
1971(8)	53	25	106	$25 \times 2^3 = 200$	1,928	2,034
1972(7)	2	2	106	$2 \times 2^3 = 16$	1,944	2,050
1973(6)	3	2	107	$2 \times 2^3 = 16$	1,960	2,067
1974(5)	99 + (4)	22	188	$22 \times 2^2 = 88$	2,048	2,236
1975(4)	0	0	188	0	2,048	2,236
1976(3)	68	14	242	$14 \times 2^1 = 28$	2,076	2,318
1977(2)	0	3	239	$3 \times 2^1 = 6$	2,082	2,321
1978(1)	48	19	268	$19 \times 2^0 = 19$	2,101	2,369
1979(0)	14	0	282 (264**)	0	2,101	2,383
Total	408 + (11)	138	2,225	2,101	–	–

*Numerals in parentheses show the number of shoots bearing the branching system other than “pseudo-dichotomous”.

**Actual number of shoots in 1979.

外なく2葉を着生するのみ（八田 1980）であることから年度毎の葉数はシュート数×2で推定した．枯死シュート数は調査時点におけるシュートの脱落痕を年度ごとに数えた．

ここで，1953年度に形成された1本のシュートから出発した枝における年度ごとのシュート数は以下の式：

当年のシュート数＝(前年に伸長したすべてのシュート数–当年花序をつけたシュート数）＋当年花序をつけたシュート数×2(本)－その年枯死したシュート数

によって算出し，Table 1を作成した．また同地域に自生する推定30–100年生の19個体(B–T）についても樹冠頂部から150–200個の冬芽を着生する1枝ずつを採取し，同様の調査を行った．なお，胸高直径は地表より高さ1.3 mにおける幹の周囲を3.14で除した値(cm）とし，葉面積はそれぞれ樹冠頂部より得た枝の20枚を葉面積計で測定し，その平均値を使用した．

結　果

調査に供した枝における1979年度の実際のシュート数は264本（葉芽236個×1本＋花芽14個×2本）であった．Table 1で示す計算上の同年のシュート数は282本であり，その差は18本にすぎなかった．

供試した個体Aの枝は1個の葉芽から出発して25年間に計2225本の新梢が生じ4450枚の葉をつけた．そしてその間に計408個の花序を着生し，138本のシュートが枯死した(Table 1)．この間に形成された年度ごとの花序数と積算シュート数および枯死した積算シュート数をFig. 1に示す．この図は枝の加齢に伴いシュート数（葉数）が段階的に増加してきたことおよびシュート数（葉数）の増加にともなって枯死したシュート数も増加したことを示している．また，花序数はことに1965年以降2年または3年に1回の割で著しく，明らかに1個体内における開花周期の存在を示唆するものであった．Fig. 2に1964年以降の年度ごとの花序数と，前年度に伸長したシュート数に対する各年度の花序を着生するシュート数の割合を示す．このグラフは開花年度には前年伸長した全シュートの60–80％，ことに1974年にはほとんど全てのシュートに着花したことを示す．

20個体（A–T）につき，個体毎の8–16年間に着生した総花序数に対する各年度の花序数の割合を比較した結果をFig. 3に示す．ほとんどの個体が他と同年度に開花したことを示し，開花周期の著しい同調性を示した．開

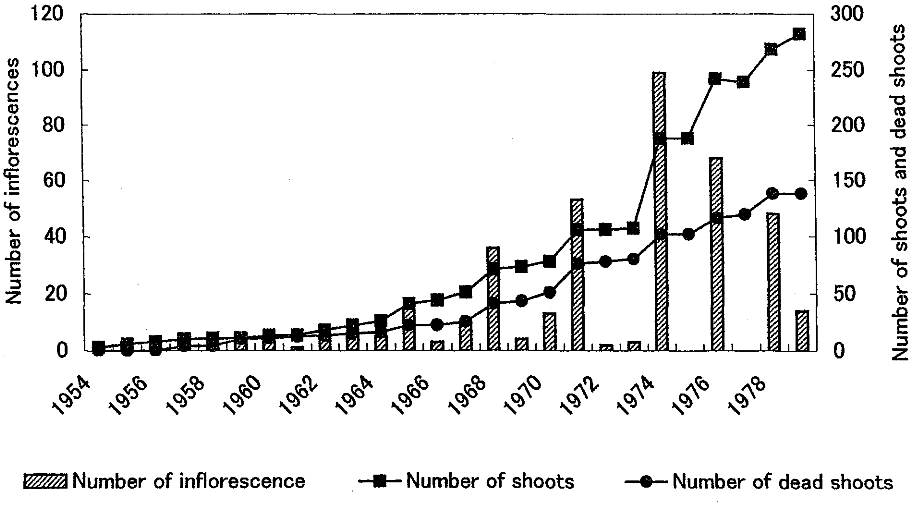

Fig. 1. Relations among the yearly number of inflorescences, the number of shoots and the cumulative number dead shoots during the 25 years since 1954 in the *Cornus kousa* trees located at Hakone Arboretum, central Japan.

花の周期性については以下の3つの型に分類できそうである．

1）毎年開花を繰り返す傾向のある＜開花周期I型＞
2）開花年と非開花年とで花序数の差が明瞭となる＜開花周期II型＞
3）開花年度間の間隔がII型より長くなる傾向を示す＜開花周期III型＞

開花周期I型とII型は類似するが，I型の個体はそれぞれの樹冠内で何割かずつのシュートが交代で花芽を形成し，個体全体としては毎年類似の割合で開花する傾向を示す（Fig. 3–Type I）．開花周期II型に分類した6個体では毎年いずれかのシュートが多少とも着花したが，一斉に開花した1978 (1)，1976 (3)，1974 (5)，1971 (8)，1968 (11)の諸年度と，開花しなかったかあるいはごく少なかった1979 (0),1977 (2)，1975 (4)，1973 (6)，1972 (7)，1969 (10)，1966 (13)などの年度との量的な差が顕著となった（Fig. 3–Type II）．なお，上記各年度に伴うカッコ内の数字は1979年度を0とし，さかのぼって付した便宜的な数字であり，(3)は3年前（1976年）を示す．

開花周期III型を示す5個体では開花年と非開花年とが明確に区別され，また開花年と次の開花年との間隔が長くなる傾向がうかがえる（Fig. 3–Type III）．以上のようにどの個体も同じ年度に開花すること，すなわち開花年度が個体間で同調する傾向が明らかであった．

上記I–IIIのグループに属する個体の胸高直径と樹冠頂部から採集した1葉当りの面積を測定したところ，直径の平均値はI型22.5 cm，II型は22.1 cm，III型で25.4 cmであり，葉面積の平均値はそれぞれ10.2 cm^2，9.2 cm^2，6.9 cm^{2}であった（Table 2）．これら3者間の相関をみると開花周期I～III型と胸高直径との間では相関がほとんど認められなかった（r = 0.1418）が，葉面積との間では5％レベルで有意（r = –0.5088）で，また直径と葉面積の間にも同レベルで有意な相関関係が認められた（r = 0.51078）．

Table 2. Flowering patterns in relation to trank diameter and leaf area

Tree	Trank diameter* (cm)	Leaf area (cm^2)	Type of flowering pattern
L	9.5	13.4	I
P	22.5	13.2	I
S	25.9	12.3	I
E	16.9	11.3	II
I	32.1	10.8	I
K	22.8	10.7	II
R	16.5	10.1	I
D	11.4	9.7	I
Q	23.3	9.7	II
C	13.9	9.5	II
U	28.2	9.0	I
B	28.7	8.6	II
H	17.2	8.6	III
M	24.7	8.4	III
F	16.1	7.9	III
G	30.1	7.2	I
J	26.0	5.9	I
N	39.1	5.5	III
A	27.1	5.3	II
O	29.8	4.3	III

*Measurement at height of 1.3 m from the ground level.

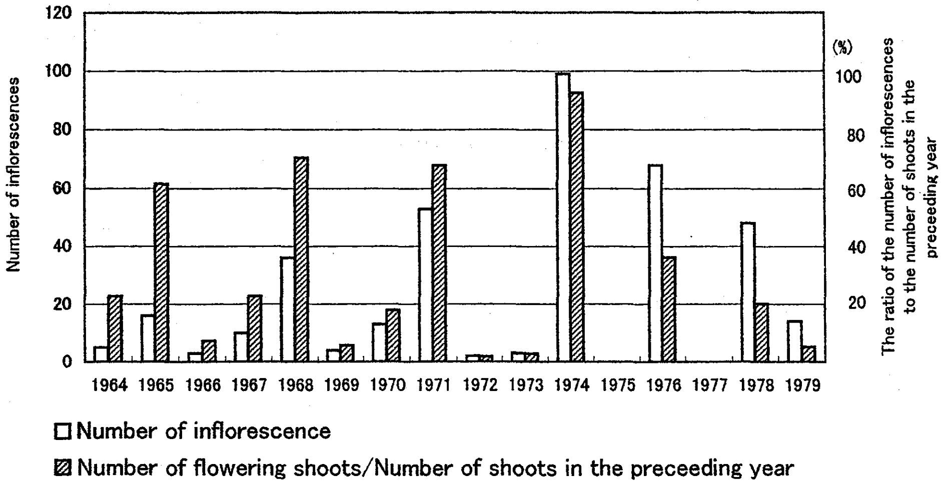

Fig. 2. Number of inflorescences and the ratio of the number of inflorescences to the number of shoots of the preceding year in *Cornus kousa*.

考　察

1．加齢に伴う花序数，シュート数，枯死シュート数，葉数の変化

25年間における花序数とシュート数増加の経過（Fig. 1）を見ると開花年度毎にシュート数が階段的に増加し，またシュート数の増加にともなって枯死シュート数も増加する傾向が明らかである．ことにその傾向は1964年以後に著しい．花序形成に伴って必然的にシュート数と葉数が倍増する本種の成熟枝の成長のパターンは一斉開花の年度毎に限られた空間内で急速にシュート数が増加することを意味し，結果的に密集し過ぎて枯死シュート数を増加したと推定される．

なお本調査のように過去に遡って成長の経過を追跡することは手段としてたいへん便利で有効だと思われる．しかし枯死シュート数に関して，枝に残る落枝痕とそのシュートが枯死した正確な年度とが必ずしも合致しない可能性がある．すなわちそのシュートが発生した数年後に枯死した場合でも，その小枝は発生年度まで遡った位置で脱落してしまう．ただ本調査では，例えば1978年に48個の花序着生に伴い48本のシュートが1977年度より増加したが，その39.6%に相当する19本のシュートが1978年度中に枯死している．この事実は伸長した年度内に多くが枯死してしまうことを示唆し，ヤマボウシの成熟枝に関しては，上記の懸念は少ないと推定される．またTable 1から1964年以後の15年間における年度毎の花序数と枯死したシュート数について高い相関が得られた（r＝0.8794）．この結果および著者作成による枝条展開図（省略）は花序形成にともなう2本のシュートの片方が枯死する高い可能性を示すもので，上記の推定を裏づけると考えられる．

Table 1の右半分に示す数字列は25年間に枯死した全てのシュート138本が本調査を行った1979年まで成長を続けたと仮定し，開花年の1965（14）・1968（11）・1971（8）・1974（5）・1976（3）・1978（1）の諸年度に他と同調して開花し，偽2叉分枝を繰り返したと大胆に仮定し算出したものである．たとえば1965年に6本枯死しているが，これらが生存し続けたとすると，1979年から遡って，それぞれ11，8，5，3，1年前の計5回開花し，シュート数を倍増して1979年には6×2の5乗＝192本のシュートを生じたと仮定する．他の枯死シュートも同様に計算すると2101本のシュートが累計される．これに1979年度における計算上のシュート数282を合わせるとこの調査に供した枝は1979年に2383本

のシュートを生じる可能性があったと見積もれる．しかしこの枝の1979年における実際のシュート数は264本にすぎなかったから，計算上ではおよそ11.1%が生き残るために88.9%を枯らしてきたと考えられる．

2．開花周期性と個体間での同調性

本種の開花に周期性が認められることはFig. 1およびFig. 3から明かである．1個体内では同じ年度に多くのシュートが一斉に開花する状態がFig. 2から読み取れる．すなわち，前年伸長したシュート数に対する着花数の割合を見ると開花年の1965年，1968年，1971年には60–70%のシュートに花を着け，1974年度においては実に90%以上のシュートが一斉に開花しており3年ないし2年に1度の開花周期が認められる．また個体Aが花を着けた同じ年度に他個体の多くが一斉に開花した状態が19個体における同様の調査によって確認された（Fig. 3）．即ち，開花の周期性と同調性が認められた．

樹木の開花周期性や同調性についての外的内的要因，生存戦略的意味についていくつかの報告がある（Wenger 1957, Eis et al. 1965, Waller 1979，佐藤・堤 1985）．ヤマボウシの場合も，開花の周期性についてはシュート内養分のバランス状態が大きく作用するだろう．すなわち1シーズンあるいは2シーズン花をつけずに養分を蓄積して次の開花に備え，また着花年における過度の結実が翌年の花芽分化を押さえたりすると考えられる．著者はこの目的で，ヤマボウシの成熟枝の枝条内成分の分析を試みたが，意図したような結果を得ることが出来なかった（八田・平山 1987）．方法の再検討が必要と思われたが果たしていない．

多くの個体が同じ年に一斉に開花する原因としては花芽形成に外的要因の存在が推定されるがまだ特定できていない．一般に多くの樹木では高温で乾燥した夏の翌年に開花結実の多い年がくるといわれているが（佐藤・堤 1985），気象条件は複雑で，正確な解析は難しい．恐らく外因的と内因的な要因の両方がリズムを支配し，樹木間の同調性を保持しているのであろう．開花結実の同調することの意義については，それらの種子を餌とする動物との関係で考察され，毎年平均的に種子を生産するよりその実生の生き残れる可能性が大きいことの利点が指摘されている（Waller 1979）．

また，東南アジアの熱帯雨林における一斉開花の話題が注目を集めている（Burgess 1972, Tamari 1976, Ng 1977, Tamari and Domingo 1979, Chan 1980, Chan and Appanah 1980, Yap 1982, 山田 1991, Appanah 1985, 井上 2001）．一年を周期とする明瞭な季節が存在せず，普段はいつでも湿潤で，平均4–5年間隔で乾燥のストレスがやってくる．一斉開花の引き金は乾燥時におこる明け方の低温（乾燥して晴れ間がつづくと放射冷却により18°Cまでさがる）という仮説が提出されていて，それはエルニーニョの年に起こりやすい（井上 2001）という．

この場合は地上40–50 mという超高木の樹冠部における，そしてフタバガキ科を中心とする現象のようで，日本におけるヤマボウシの開花周期や多くの個体が一斉に同調して開花する現象と直接関連するか否かは安易に判断すべきでないが，エルニーニョの問題は別としても基本的には同類の現象であろうと筆者は理解している．

3．開花の周期性と樹齢との関連

個体Aの樹冠頂部では1974年以前は毎年開花する傾向にあったが，以後は開花する年と開花しない年とが分かれるようになった（Fig. 1）．これは開花周期と枝の年齢の間に相関関係の存在を推測させる．そこで同地域に自生する他の19個体についても個体ごとの樹冠頂部における開花周期を比較すると，毎年いずれかのシュートが花をつけるグループ（I型）と，年度が進むにつれて開花年と花をつけない年とが明らかに分かれてくるグループ（II型）および開花年と花のない年とが明確で，開花年度間が長くなる傾向をもつグループ（III型）の3パターンが認められた（Fig. 3）．これらを前述の個体Aとの関連でみると，1974年以前の毎年開花していた状態はI型に相当し，それ以後の隔年開花の状態はII, III型に相当する．つまり枝の加齢に伴ってI型からII型を経てIII型へ推移すると考えられる．上記19個体の開花周期I–III型とそれ

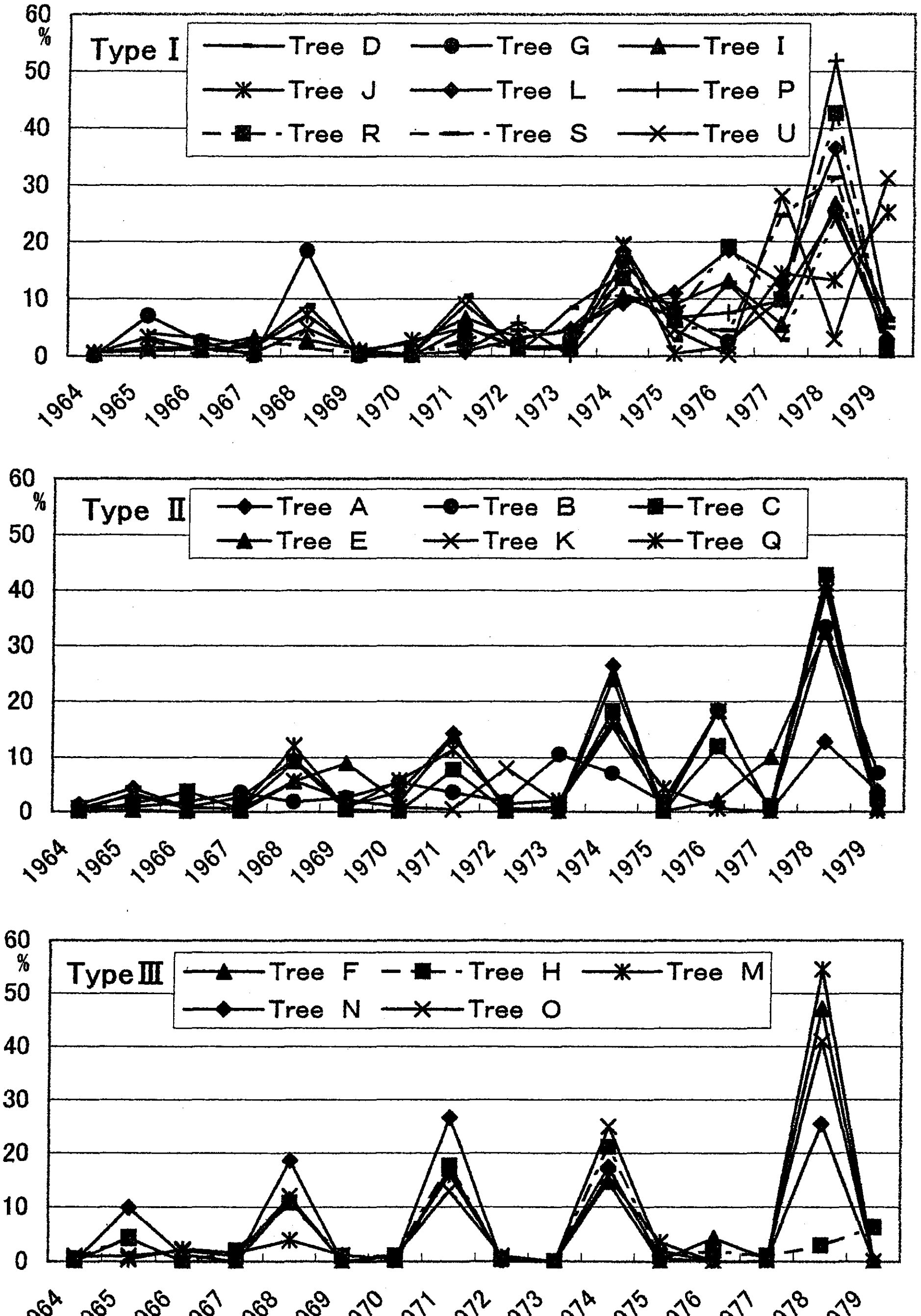

Fig. 3. Three flowering patterns observed in the twenty *Cornus kousa* trees. Each graph indicates the percentage of the number of inflorescences per year to the total number of inflorescences during 8–16 years. Type I: Flowering is observed almost every year. Type II: A distinct difference is recognized between flowering years and less-flowering years. Type III: The interval between the flowering years is longer than that of the Type II.

らの個体における胸高直径との間では有意な相関が認められなかったが，胸高直径と葉面積，葉面積と開花周期間で，有意な相関があり，これらも併せてI–III型を比較すると，一葉当りの面積が大で胸高直径の値が比較的小さい個体がI型に，その逆の個体がIII型に属する傾向が認められよう．

また同じ樹冠内におけるI，II，III型の出現頻度に注目しても，樹齢の増加に伴いI型よりII型，II型よりIII型の占める割合が増大するだろう．このことは異なる樹齢の樹冠頂部あるいは同一樹冠において異なる樹冠位置における分枝様式を調べた結果（八田1980）からも明らかで，加齢に伴いあるいは樹冠下部より上部ほど偽2叉分枝の増加が著しく，伸長量の大きいその他の分枝型の占める割合が減少した．ただ同一個体内でも，例えば徒長枝などに見るように樹齢と個々の枝の生理的な齢とが必ずしも一致しない場合も多く，樹冠全体としてはI，II，III型の枝を並存すると考えるのが実際的であろう．

ヤマボウシの樹冠頂部における成熟枝の短枝や偽二叉分枝による伸長量は年間数mmないし2–3 cmにすぎない（八田1980）から，上述したような開花周期ごとの急速なシュート数の増大はそれに相当する枝の占有面積の拡大を伴わない．従って直接日光を受け得る一葉当りの占有できる面積は開花周期ごとに急減するはずである．しかし実際のヤマボウシの枝では葉身がお互いに接していても葉が重なって一方に光がほとんど当たらないという状態が観察されることはあまりない．このことはTable 1で見たように，事実上は枯死したシュートが1979年まで生育し続け，一斉開花年度には他と同様に開花してシュートを倍増してきたという大胆な仮定のもとで計算したとき，11.1%のシュートの生存を確保するために88.9%のシュートを自己間引してきたという推定を裏付けるものであろう．

このような成長様式をもつヤマボウシの成熟枝は，a）弱勢枝の自己間引き的枯死（枯死シュート数の増大），b）花芽形成の抑制—開花年と次の開花年との間隔を長くとる（開花周期I型→III型）という2つの作用によって体内養分の維持均衡を計り，また必要な占有空間の維持を保っていると考えられる．

引用文献

Appanah S. 1985. General flowering in the climax rain forest of south East Asia. J. Trop. Eco. **1**: 225–240.

Burgess P. F. 1972. Studies on the regeneration of hill forests of the Malay Peninsula: the phenology of dipterocarps. Malay. For. **35**: 103–123.

Chan H. T. 1980. Reproductive biology of some Malaysian Dipterocarps. II. Fruiting biology and seedling studies. Malay. For. **43**: 438–451.

——— and Appanah S. 1980. Reproductive biology of some Malaysian Dipterocarps. I. Flowering biology. Malay. For. **43**: 132–143.

Eis S., Garman E. H. and Ebell L. E. 1965. Relation between cone production and diameter increment of douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco), grand fir (*Abies grandis* Lindl.) and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.). Can. J. Bot. **43**: 1553–1559.

八田洋章 1980. ヤマボウシの樹冠形成に関する研究I. 分枝様式と新梢の伸長. 国立 科学博物館研究報告B類（植物）**6**: 65–76.

——— 1990. ヤマボウシの分枝様式と枝の伸長量. 植物研究雑誌 **65**: 161–166, 233–239.

———, 平山良治 1987. ヤマボウシのシュートにおける主要成分の消長. 筑波実験植物園研究報告 (6): 31–39.

井上民二 2001. 熱帯雨林の生態学 347 pp. 八坂書房，東京.

Ng F. S. P. 1977. Gregarious flowering dipterocarps in Kepong 1976. Malay. For. **40**: 126–137.

Nixon C. M., McClain M. W. and Hansen L. P. 1980. Six years of hickory seed yields in southeastern Ohio. J. Wildl. Manage. **44**: 534–539.

佐藤大七郎，堤 利夫（編）1978. 樹木—形態と機能—309 pp. 文永堂，東京.

Sork V. L. 1983. Mast fruiting in hickories and availability of nuts. Amer. Midl. Naturalist **109**: 81–88.

Tamari C. 1976. Phenology and seed strage trials of Dipterocarps. FRI Research Pamphlet 69. 73 pp.

——— and Domingo I. L. 1979. Phenology of philippine Dipterocaeps. Tropical Agriculture Research Series (12): 131–139.

Waller D. M. 1979. Models of mast fruiting in trees. J. Thre. Biol. **80**: 223–232.

Wenger K. F. 1957. Annual variation in the seed crops of Loblolly pine. J. For. **55**: 567–569.

山田 勇 1991. 東南アジアの熱帯多雨林世界 422 pp. 創文社，東京.

Yap S. K. 1982. The phenology of some fruits tree species in a lowland Dipterocarp forest. Malay. For. **45** (1): 21–35.